Bo
F

Fitting, Hans

Die ökologische Morphologie der Pflanzen ...

474345

Die ökologische Morphologie der Pflanzen

im Lichte neuerer physiologischer und pflanzengeographischer Forschungen

Von

Dr. Hans Fitting
o. ö. Professor der Botanik in Bonn

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1926
Printed in Germany

Hans Fitting

Die Pflanze als lebender Organismus. 44 S. gr. 8° 1917 Rmk —.90

Die Schrift behandelt die jetzigen und die früheren Vorstellungen der führenden Naturphilosophen und Biologen (z. B. von Aristoteles, Kant, Goethe, Lamarck, Lotze, Spencer usw., vor allem aber der Botaniker) über das Wesen der Pflanze im Vergleiche mit den Anschauungen der Tierphysiologen für das Tier. Im Mittelpunkte der durch Anmerkungen weiter erläuterten Ausführungen stehen also die Fragen nach den wesentlichen physiologischen Besonderheiten des Pflanzenorganismus und nach den physiologischen Beziehungen seiner Teile, der Zellen und der Organe, zum Ganzen und des Körpers zu den Teilen. Dabei wird die bekannte und weit verbreitete Lehre vom Zellenstaate und der Vergleich des Staates mit dem Organismus kritisch beleuchtet.

Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. 42 S. gr. 8° 1922 Rmk —.90

In der Pflanzenphysiologie macht sich in den letzten Jahren in zunehmendem Maße eine Betrachtungsweise geltend, die für sie von hoher Bedeutung zu werden beginnt und aus der sich ein neuer Zweig als „geographische Physiologie" zu entwickeln scheint. Bisher ist noch niemals der Versuch gemacht worden, die Aufgaben dieser Wissenschaft klar in ihren Umrissen zu zeichnen. Der auf diesem Gebiete mit langjährigen Erfahrungen vertraute Verfasser zeigt in diesem Vortrag die neue Richtung in ihren Zielen und in ihren bisherigen Ergebnissen.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begründet 1894 von **Ed. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, A. F. Wilh. Schimper.** Sechzehnte, umgearbeitete Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. Hans Fitting, Bonn, Prof. Dr. Ludwig Jost, Heidelberg, Prof. Dr. Heinrich Schenck, Darmstadt, Prof. Dr. George Karsten, Halle-Wittenberg. Mit 844 zum Teil farbigen Abbild. im Text. VIII, 685 S. gr. 8° 1923 Rmk 9.—, geb. 11.—

Inhalt: *Einleitung.* Von Hans Fitting. — Erster Teil: **Allgemeine Botanik.** *I. Morphologie.* 1. Zellenlehre (Zytologie). 2. Gewebelehre (Histologie). 3. Organlehre (Organographie). 4. Die Deszendenzlehre und die Entstehung neuer Arten. Von Hans Fitting. — *II. Physiologie.* 1. Stoffwechsel. 2. Entwicklung. 3. Bewegungen. Von Ludwig Jost. — Zweiter Teil: **Spezielle Botanik.** *I. Thallophyta. Bryophyta. Pteridophyta.* Von Heinr. Schenck. — *II. Spermatophyta.* Uebergang von den Farnpflanzen zu den Samenpflanzen. Uebersicht des Generationswechsels. Morphologie und Oekologie der Blüte. Entwicklung der Geschlechtsgeneration bei den Samenpflanzen. Anordnung der Klassen, Ordnungen und Familien: I. Gymnospermae (einschl. fossile Gymnospermen). II. Angiospermae. Dicotysae. Monokotylae. Fossile Angiospermen. Von George Karsten. — Literaturnachweise. Systematisches Verzeichnis der offizinellen und wichtigsten giftigen Gewächse. Sachregister.

Monatshefte für den naturwissenschaftl. Unterricht, Bd. X, H. 10/11: . . . Es erübrigt sich, über das an erster Stelle aller Lehrbücher der Botanik stehende Buch und seine vollendete Abrundung und große Reichhaltigkeit noch weiteres zu sagen.
Bastian Schmid

Pharmazeutische Zeitung, 15. Juni 1921: . . . Ueber dieses Werk, das zu den wesenhaftesten der botanischen Unterrichtsliteratur gehört, kann kein Lob gesagt werden, das nicht Wiederholung früherer Anerkennung wäre.

Naturwissenschaften 1921: . . . Die ganz vortreffliche Ausstattung des Buches (von den 849 Textabbildungen sind 64 farbig) verdient immer wieder hervorgehoben zu werden. Der Preis muß als ein sehr niedriger bezeichnet werden, so daß das Buch nicht nur das beste, sondern in Anbetracht seines reichen Inhalts auch das billigste der botanischen Lehrbücher genannt werden muß. H. Kniep (Würzburg)

Stechert-Hafner Inc.
31 E. 10 St.
New York 3

Bo
F

Die ökologische Morphologie der Pflanzen

im Lichte neuerer physiologischer und pflanzengeographischer Forschungen

Von

Dr. Hans Fitting
o. ö. Professor der Botanik in Bonn

47 4345
28. 4. 48

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1926

2435

Alle Rechte vorbehalten

Herrn Geh. Oberfinanzrat Dr. Helbing

und

Herrn Ministerialrat Dr. Schindowski,

den im preußischen Finanzministerium wirkenden, verständnisvollen Förderern der soeben vollendeten neuen Gewächshausanlagen im Botanischen Garten der Universität Bonn

in Dankbarkeit und Verehrung

zugeeignet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/diekologischemor00fitt

Vorwort.

Der nachfolgende Aufsatz ist ein Vortrag, den ich zur Eröffnung der diesjährigen Botaniker-Tagung in Stuttgart am 25. Mai vor der Deutschen Botanischen Gesellschaft, der Freien Vereinigung für Systematik und Pflanzengeographie und der Vereinigung für angewandte Botanik gehalten habe. Ich hatte zunächst den Plan, ihn bei besonderer Gelegenheit in einer allgemeinen naturwissenschaftlichen Zeitschrift abdrucken zu lassen, da er ein allgemeines biologisches Problem von prinzipieller Bedeutung behandelt, wozu einmal Stellung zu nehmen mir, dem Pflanzenphysiologen, schon seit längerer Zeit Bedürfnis war. Da er aber schließlich doch für eine Zeitschrift zu umfangreich erschien, und da ich dort auch auf die Beigabe der Anmerkungen hätte verzichten müssen, die aber vielen Lesern gerade besonders willkommen sein werden, weil sie die wissenschaftlichen Belege für meine Ausführungen bringen, so habe ich mich denn entschlossen, den Vortrag in etwas anspruchsvollerer Weise selbständig zu veröffentlichen, ähnlich wie meine im gleichen Verlag erschienene Rektoratsrede vom Jahre 1922: „Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage“, um so mehr, als er in vieler Beziehung an jene Rede anschließt und sie in gewissem Sinne auch weiterführt.

Bonn, im Juni 1926. H. Fitting.

Wer die botanischen Forschungen der letzten beiden Jahrzehnte verfolgt hat, wird sich dem Eindruck nicht verschließen können, daß die ökologische Pflanzenmorphologie an einem wichtigen Wendepunkte angelangt ist, d. h. der Zweig der Morphologie, der festzustellen sucht, wieweit die Baueigentümlichkeiten der Gewächse nützliche Anpassungen an ihre normale Umwelt sind. Die bisherige Epoche, die durch die zusammenfassenden großen Werke von Schimper[1]) und Warming[2]) gut dargestellt wird, war der Hauptsache nach gekennzeichnet durch teleologische Deutungen bei oft noch recht unzulänglichen physiologischen und pflanzengeographischen Kenntnissen. Sie wird jetzt abgelöst von einer Zeit kritischer Besinnung auf Grund physiologischer Experimentalforschungen und einer Vertiefung der pflanzengeographischen Analyse. Die Folgen dieses Wandels lassen sich noch schwer übersehen. So ist jetzt jeder in schwieriger Lage, der die ökologische Morphologie kritisch darzustellen hat. Deshalb wird vielleicht eine Übersicht über den gegenwärtigen Stand dieser Forschungen und ihre Bedeutung für die Einschätzung der ökologisch-morphologischen Lehrmeinungen gern entgegengenommen.

Ein Grundproblem der ökologischen Morphologie ist ja die Frage, an welche der zahlreichen von Standort zu Standort wechselnden Faktoren der Umwelt sich vor allem solche morphologische „Anpassungen“ bei den grünen Pflanzen ausbilden mußten. Übereinstimmend wird jetzt dem Wasser bei weitem der Hauptanteil zuerkannt, während man Licht und Wärme, Luft und Boden jedenfalls keine so allgemeine Bedeutung zuzuschreiben pflegt. Zum mindesten sei unter den auf die Pflanzengestaltung wirkenden Faktoren keiner so durchsichtig wie der Einfluß des Wassers[3]). Mit ganz wenigen Ausnahmen vertragen ja die höher organisierten

Pflanzen nicht völlige Austrocknung; deshalb muß das ihnen dauernd durch Transpiration verloren gehende Wasser ständig oder wenigstens von Zeit zu Zeit ersetzt werden. Dieses Erfordernis macht nur solche höhere Pflanzen, die sog. Xerophyten, an trockenen Standorten der Erde lebensfähig, so sagt die Ökologie bekanntlich, die über wirksame morphologische transpirationshemmende Einrichtungen, über xeromorphen Bau, verfügen. Solche mehr oder minder ausgesprochenen xeromorphen Anpassungen müssen sogar noch viel weiter als die trockenen Wohnplätze auf der Erde verbreitet sein; denn nach einer von der Ökologie fast allgemein angenommenen Hypothese Schimpers sind auch viele an sich physikalisch nasse Böden[4]) doch physiologisch trocken. Daraus soll sich nach Schimper[1]) (S. 10) auch die allerdings merkwürdige Tatsache erklären, daß viele Xerophyten mit den verschiedensten physikalisch oder physiologisch trockenen Standorten vorlieb nehmen, dagegen niemals auf die physikalisch oft viel ähnlicheren nassen Standorte übergehen.

Aber nicht nur trockene Standorte erfordern morphologische Anpassungen; auch sehr feuchte Wohnplätze drücken ihren Bewohnern, den Hygrophyten, einen besonderen Bau als nützliche Anpassung auf: die Hygromorphie äußert sich nämlich in morphologischen „Vorrichtungen zur Förderung der Wasserabgabe".

In dieser Weise wäre also der Bau der Gewächse überall auf Erden, an dauernd sehr trockenen und sehr feuchten, aber auch an den nur vorübergehend, jahreszeitlich, trockenen Standorten, deren Bewohner man Tropophyten nennt, sowie endlich an den mittelfeuchten, die von den sog. Mesophyten bewohnt werden, allgemein so fein und auffällig auf die Wasserversorgung abgestimmt[5]), daß die Unterscheidung in Hygro-, Xero-, Tropo- und Mesophyten als der erste Schritt zum physiognomischen Verständnis der pflanzengeographischen Formationen angesehen wird[6]).

Welche Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauungen hat nun die Ökologie bisher beigebracht? Dieser Frage nachgehen heißt zugleich, überhaupt die ökologisch-morphologische Betrachtungsweise von Grund aus prüfen. Die Ökologie begnügte sich eigent-

lich stets mit dem Hinweis, daß die bei den eben unterschiedenen ökologischen Gruppen auffälligen Baueigentümlichkeiten als wirksame Anpassungen geeignet erscheinen. Was sie aber physiologisch wirklich leisten und wieweit sie hiermit ausgestattete Gewächse anderen überlegen machen, denen sie, sei es auf den gleichen oder an andersartigen Standorten fehlen, darüber hat sie Versuche nicht angestellt. Und dies, obwohl ganz mit Recht z. B. Schimper im Vorwort zu seinem schon erwähnten Werke[1]) S. IV sagt: „Nur wenn sie in engster Fühlung mit der experimentellen Physiologie verbleibt, wird die Ökologie der Pflanzengeographie neue Bahnen eröffnen können," allerdings mit der einseitigen, die Einstellung des Ökologen so bezeichnenden Begründung: „denn sie setzt eine genaue Kenntnis der Lebensbedingungen voraus, welche nur das Experiment verschaffen kann," während es doch richtiger hätte heißen müssen: der Lebensbedingungen und der Lebenserscheinungen bei den Pflanzen, die an verschiedenen Wohnplätzen wachsen. Zum Verständnis der Pflanzenformen muß es ja doch wohl in allererster Linie darauf ankommen, die Unterschiede zwischen ihren Lebensäußerungen in Abhängigkeit von den besonderen Standortsbedingungen zu erforschen. Darauf habe ich schon früher einmal mit Nachdruck hingewiesen[7]).

Eben in dieser Richtung hat die Pflanzenphysiologie in den letzten beiden Jahrzehnten in mühsamer Arbeit einige Vorstöße gemacht. Diese haben gezeigt, daß der von ihr eingeschlagene Weg richtig ist und allein zu einem wirklich wissenschaftlichen Verständnis der Pflanzentypen und hiermit auch zu einem Urteil über die herrschenden Grundannahmen der ökologischen Morphologie führen kann. Trotzdem wäre es aber durchaus unangebracht, die Bedeutung dieser bisherigen Pionierarbeit der Physiologie für die Bewertung der einzelnen ökologischen Anschauungen überschätzen zu wollen. Haben sich doch dabei fast überall äußerst verwickelte und deshalb sehr schwierige Fragenkomplexe ergeben, deren befriedigende physiologische Erforschung noch recht viel Mühe und Scharfsinn erfordern wird!

Das gilt z. B. auch für die Transpiration, der sich die Physiologie, zum guten Teil unter dem anregenden Einfluß der ökologischen Morphologie, besonders eingehend zugewandt hat. Die Unterschiede, die in der Transpiration zwischen verschiedenen Pflanzen bestehen, sind wie bei den meisten anderen Lebensäußerungen nur quantitativer Art. Läßt sich auch das jeweilige Quantum, etwa mit der Wage als Gewichtsverlust, unschwer bestimmen, so hat es doch nur Sinn von einem Mehr oder Weniger gegenüber einer anderen Art zu sprechen, wenn man Vergleichswerte durch Umrechnung der Quanten auf Bezugseinheiten zugrundelegen kann. Wieweit sich aber solche Vergleichswerte zur sicheren Beurteilung des ökologischen Nutzens morphologischer Unterschiede verwenden lassen, kann man aus physikalischen und physiologischen Gründen nicht immer leicht abschätzen. Dafür ein Beispiel. Ein solches Bezugssystem ist die Oberflächeneinheit des transpirierenden Pflanzenkörpers. Darauf hat man die Transpiration vor allem bezogen, um zu ermitteln, wie sie von der anatomischen Struktur der Oberfläche abhängig ist. Ein solcher Schluß wird aber oft unsicher, weil nicht nur die anatomische Beschaffenheit der Oberfläche, sondern auch die Größe, die Form und die Lage der einzelnen transpirierenden Teile zueinander und zur Windrichtung aus rein physikalischen Gründen die Transpiration, auch der Flächeneinheit, in vorläufig recht unübersichtlicher Weise beeinflussen kann, und weil mit dem Wechsel der Außenbedingungen das Verdunstungsverhältnis zwischen zwei verschieden gestalteten Verdunstungskörpern nicht immer gleich zu bleiben braucht. Darüber haben uns namentlich die Untersuchungen von Renner[8]) und Walter[9]) die Augen geöffnet. Außerdem ermöglichen aber die Transpirationsgrößen der Oberflächeneinheit selbstverständlich noch gar keine Einsicht in die Unterschiede zwischen der Gesamttranspiration, was leider oft zu wenig bedacht worden ist. Auf deren Vergleichung wird es aber doch in allererster Linie ankommen müssen, wenn man den Wert der Xero- oder Hygromorphie für die Pflanzen nach der Transpiration abschätzen will. Die Gesamttranspiration hängt vor allem von zwei anderen Faktoren ab, nämlich erstens von der absoluten Gesamtgröße der transpirierenden Ober-

flächen, also von der Größe der Pflanzen, und zweitens, wenn man gleichgroße Pflanzen in Betracht zieht, von dem Verhältnis der Oberflächen zum Körperinhalt, das man auch die Oberflächenentwicklung genannt hat. Deshalb hat man die Transpiration außer auf die Flächeneinheit auch auf die Einheit des Volumens oder des Frischgewichtes umzurechnen, wobei die errechneten Werte natürlich aus den gleichen Gründen, die oben bei der Flächentranspiration hervorgehoben wurden, wieder mit kleineren oder größeren Fehlern behaftet sein können. Wie falsche Aufschlüsse die alleinige Berechnung der Flächentranspiration liefern kann, dürfte die Erwägung zeigen, daß ein sehr kleiner Xerophyt oder auch schon ein solcher mit recht geringer Oberflächenentwicklung infolge seiner schwachen Gesamttranspiration sich vielleicht eine viel größere Flächentranspiration leisten kann als ein riesiger Mesophyt mit seiner zudem sehr großen Oberfläche [10]).

Weitere Schwierigkeiten bei der physiologischen Beurteilung morphologischer Tatbestände entstehen dadurch, daß durchaus nicht alle Merkmale im äußeren und inneren Bau eines Typus gleichsinnig zu wirken brauchen, wie die ökologische Morphologie unbewußt annehmen zu dürfen glaubte, so etwa bei den Xerophyten alle Baueigentümlichkeiten transpirationshemmend. Schon seit langem weiß man z. B., daß die Spaltöffnungen in der Epidermis der Blätter ganz besonders wichtige Einrichtungen für den Gasaustausch sind; je größer ihre Zahl, um so größer ist auch, falls sie offen sind, die Transpiration. Die Annahme lag also sehr nahe, daß für Hygrophyten große, für Xerophyten dagegen kleine Spaltenzahl bezeichnend sei [11]). Aber gerade das Gegenteil haben merkwürdigerweise neuere genaue Zählungen oft ergeben: Es gibt ausgesprochene Xerophyten nach Zalensky [12]) und nach Keller [13]), überhaupt sehr viele Sonnenpflanzen und Sonnenblätter nach dem übereinstimmenden Befund zahlreicher Autoren [14]), die viel mehr Spalten besitzen als die Hygrophyten. Kommt es auch nicht allein auf die Zahl, sondern außerdem auf die Größe und auf die Zahl der offenen Spalten an — Unterschiede in diesen Beziehungen sind in ihrer quantitativen Bedeutung für die Transpiration schon aus physikalischen Gründen

wieder nur sehr schwer richtig einzuschätzen[15]) —, so wirkt doch unter Umständen der Hygromorphie die geringere Zahl der Spalten ebenso entgegen, wie der sonstigen Xeromorphie ihre größere Menge. Da ferner, aus physikalischen Gründen, größere einheitliche Transpirationsflächen relativ weniger Wasserdampf abgeben als kleinere, so werden bei den Hygrophyten die größeren Blattflächen, die ihnen eigentümlich sein sollen und die man als transpirationsfördernd anspricht, teilweise nicht ganz so fördernd wirken, wie die ökologische Morphologie annimmt. Entsprechendes gilt natürlich für die relativ kleinen Blätter der meisten Xerophyten. Diese Beispiele ließen sich noch vermehren.

Dazu kommt aber noch die weitere wichtige physiologische Entdeckung, daß die Pflanzen als Organismen, d. h. als physiologische Systeme, sich nicht nur morphologisch und, davon mehr oder weniger abhängig, physikalisch, sondern auch in wichtigen physiologischen Eigenschaften, die man mit dem Auge nicht sieht, oder überhaupt nur in solchen ganz wesentlich unterscheiden können. Unter gewissen gleichen Umständen kann z. B. eine Pflanze, die man allen Grund hat für geschützter durch ihren Bau zu halten als eine andere, doch stärker transpirieren als diese, während unter anderen Verhältnissen die Sachlage vielleicht ganz anders, sogar umgekehrt liegen kann. Ein solches spezifisch ganz verschiedenartiges Regulationsvermögen, das rein physiologisch, manchmal aber auch schon physikalisch bedingt sein kann, hat gerade auch bei der Transpiration verschiedener Pflanzentypen in den letzten Jahren immer wieder sehr überrascht; ich erinnere nur an Untersuchungen von Iljin, Senn, Huber und Frl. Dietrich[16]). Dieses Regulationsvermögen macht es begreiflicherweise erst nach recht mühsamen, unter den verschiedensten Bedingungen ausgeführten Transpirationsmessungen möglich, überhaupt brauchbare Vergleichswerte zu bekommen. Denn die durch ungleiche Regulation bewirkten Transpirationsunterschiede können natürlich nicht in Beziehung zu den morphologischen Unterschieden gesetzt werden. Am ehesten wird es wohl möglich werden, in dieser Hinsicht vergleichbare Größen zu erhalten, wenn man künftig die Transpiration jeder Pflan-

zenart unter optimalen Außenbedingungen bestimmt, wobei keine Einschränkung durch Regulation zu erwarten ist.

Bei weitem der wichtigste Umstand, der ein physiologisches Urteil über die ökologisch-morphologischen Anschauungen erschwert, ist aber die von der Physiologie in den letzten Jahrzehnten angebahnte Einsicht, daß zur Ergründung der Ökologie der verschiedenen Pflanzentypen meist überhaupt gar nicht allein deren Transpirationsverhältnisse verglichen werden dürfen, wie es die ökologische Morphologie und ihr folgend zunächst auch die Physiologie glaubten tun zu dürfen, sondern daß es unbedingt auf eine Vergleichung des gesamten Wasserhaushaltes ankommen muß, wovon die Transpiration ja nur einen Teilvorgang bildet. Dafür hat freilich auch die ökologische Morphologie bereits ein gewisses Gefühl gehabt, wenigstens indem sie auch morphologische Einrichtungen suchte, die die Wasseraufnahme beeinflussen können, im Bau der Wurzelsysteme. Erst der Physiologie kommt aber doch das große Verdienst zu, das gesamte Problem des Wasserhaushaltes der Pflanze in den letzten Jahren allgemein, von physikalischen und physiologischen Gesichtspunkten aus, gründlich analysiert und hiermit an Stelle der gefühlsmäßigen Bewertung, wie sie die ökologische Morphologie kennzeichnet, eine exakt wissenschaftliche Beurteilung der Gestaltungsverschiedenheiten angebahnt zu haben. Einen recht befriedigenden Abschluß dieser Bemühungen stellt die treffliche, zugleich zusammenfassende Abhandlung von Huber aus dem Jahre 1924 dar[17]). Um einen Einblick in den Wasserhaushalt einer Pflanze zu gewinnen, muß man also außer der Transpiration auch die Wasseraufnahme und die Wasserleitung bei ihr genauer ermitteln. Was die erstere betrifft, so läßt sie sich ebensowenig wie die Wasserabgabe rein morphologisch erfassen; denn die Wasseraufnahme hängt nicht nur von der Ausbildung des Wurzelsystems, sondern auch, und zwar vor allem, von den Saugkräften ab, worüber die Pflanzen verfügen. Sind diese, etwa bei einem Mesophyten, sehr klein, so wird dieser selbst mäßig trockenem Boden vielleicht viel weniger Wasser in der Zeiteinheit entziehen können, als ein Xerophyt mit sehr hohem Saugvermögen aus viel trockenerem; ein solcher Xerophyt

könnte sich also auch eine verhältnismäßig große Transpiration leisten, brauchte also morphologisch nicht besonders gegen Wasserverdunstung geschützt zu sein[18]). Man sieht schon hieraus, welch eingehender experimenteller Einzelforschung es bedürfen wird, um den gesamten Wasserhaushalt einzelner Pflanzen restlos soweit zu verstehen, daß man diese hinreichend sicher vergleichen und den Anpassungswert ihrer Bauunterschiede richtig einschätzen kann.

Dabei muß man ja ferner stets bedenken, daß manche Baueigentümlichkeiten in normalen Zeiten ihren Nutzen, sofern es einen solchen überhaupt gibt, gar nicht zur Geltung zu bringen brauchen, sondern daß sie die Art vielleicht nur gegen Vernichtung bei ganz extremen Bedingungen schützen, die nur selten einmal vorkommen, alsdann aber doch ohne den morphologischen Schutz verhängnisvoll werden würden. Daraus ergibt sich die Forderung an den Physiologen, bei allen solchen Untersuchungen auch den klimatischen und edaphischen Eigenheiten des Standortes größte Aufmerksamkeit zuzuwenden. Auch eine Vertiefung der Analyse der pflanzengeographischen Formation, welcher die Art angehört, darf dabei nicht vernachlässigt werden, z. B. um zu ermitteln, ob etwa Hygro- oder Xeromorphie ein durchgehendes Merkmal der Formationsglieder ist.

Vor allem aber muß man bei allen solchen physiologischen Forschungen der schweren Gefahr, der die ökologische Morphologie oft genug zum Opfer gefallen ist, aus dem Wege gehen, das Ergebnis vielleicht nur ganz beschränkter physiologischer Einzelforschung vorschnell verallgemeinern zu wollen, also etwa für eine ganze Formation als bezeichnend anzusehen, was vielleicht nur für ganz vereinzelte Angehörige von ihr gilt.

Ein Weg lang, steil und steinig ist also zurückzulegen, um zum Endziele einer physiologischen Beurteilung der ökologisch-morphologischen Hypothesen zu gelangen; aber wenigstens die Richtlinien dafür sind jetzt vorgezeichnet, wenn auch die physiologische Forschung ihnen bisher noch kaum hinreichend gefolgt ist, weshalb sie eigentlich nirgends über allerdings vielversprechende Anfänge hinausgekommen ist.

* * *

Sehen wir nunmehr einmal zu, inwieweit diese bereits etwas zur Kritik der ökologisch-morphologischen Ansichten beizutragen vermögen.

Ich beginne absichtlich mit den Hygrophyten, deren übrigens, abgesehen von einigen Immergrünen, verhältnismäßig recht gleichförmiger Bau leichter und zwar allein schon aus ihren Transpirationsverhältnissen sich physiologisch beurteilen lassen dürfte als der Bau der Xerophyten. Als Hygrophyten sehen wir die Bewohner sehr feuchter Standorte an, d. h. solcher, deren Boden und Luft sehr feucht ist, so daß die Wasseraufnahme keinerlei Schwierigkeiten findet, umgekehrt aber die Wasserverdunstung sehr gering ist. Es gehören dazu vor allem die Schattenpflanzen der tropischen Regenwälder, aber auch unserer feuchten Laubholzwälder. „Vorrichtungen zur Förderung der Wasserabgabe sind charakteristisch für die Hygrophyten“ (Schimper, S. 4); denn „die Gefahr der Stagnation des Transpirationsstromes bleibt vorherrschend“ (S. 21), sagt die ökologische Morphologie. Große und dünne Blätter als Transpirationsflächen, dünne Epidermisaußenwände und darüber auch eine dünne Kutikula, schwache oder ganz fehlende Behaarung, große luftführende Interzellularräume, „sehr zahlreiche Spaltöffnungen, welche nicht, wie bei den Xerophyten, eingesenkt, sondern oberflächlich . . . sich befinden“, dazu schwache Bewurzelung schreibt sie den Hygrophyten im allgemeinen zu. In der Tat legt die Physiognomie dieser Gewächse die Annahme recht nahe, daß sie transpirationsfördernd wirken soll. Die demgegenüber überraschende Beobachtung von Stocker[19]), daß so ausgesprochene heimische Schattenpflanzen, wie Oxalis Acetosella und Aegopodium Podagraria, eingetopft in der Sonne auf gleiche Oberfläche berechnet schwächer transpirierten als Sonnenarten, gaben mir den Anlaß, die Transpiration von Schattenpflanzen unserer Heimat im Verhältnis zu der von einigen Sonnenarten einmal eingehend unter möglichst verschiedenen Außenbedingungen, vor allem einerseits am Schatten-, andererseits am Sonnenstandort, bei eingetopften Exemplaren untersuchen zu lassen. Diese Arbeit von Frl. Dietrich[20]) ist wohl die eingehendste, die für die Transpiration eines ökologischen Typus bisher durchgeführt worden ist. Von ihren

Beobachtungen ist besonders wichtig, daß die Sonnenarten sowohl am Sonnen- wie am Schattenstandort pro Flächeneinheit stärker transpirieren als die Schattenarten unter den gleichen Bedingungen. Bezieht man die Transpiration auf die Einheit des Frischgewichtes, so ist sie bei einer Reihe von Schattenarten allerdings größer als bei Sonnenarten, weil sie nämlich eine größere Oberflächenentwicklung als diese besitzen, bei anderen aber trotz einer solchen ebensogroß wie bei Sonnenarten. Also selbst die Oberflächenvergrößerung bewirkt hier keine Begünstigung der Schattenarten, sondern wird durch eine, aus den Transpirationsbedingungen des Standortes nicht erklärbare, Einschränkung der Flächentranspiration wieder ausgeglichen. Dies legt die Annahme nahe, daß die Oberflächenvergrößerung mehr für die Assimilation als für die Transpiration von Bedeutung ist. Man gewinnt also schon nach dieser Arbeit den Eindruck, daß die ökologische Hypothese von den transpirationsfördernden Baueinrichtungen der Schattenpflanzen, wenigstens denen unserer Heimat, auf recht schwachen Füßen ruht; denn selbst bei den optimalen Lebensbedingungen der Hygrophyten äußern sie nicht allgemein solche Wirkung gegenüber Sonnenarten, obwohl doch alsdann Wasseraufnahme und Wassernachschub trotz dem bei Hygrophyten schwach entwickelten Saugvermögen keinerlei Schwierigkeiten bieten können. Wieweit es bei Schattenarten des tropischen Regenwaldes anders ist, müssen erst noch genauere Untersuchungen lehren. Zu denken geben muß aber, daß Mac Lean in einer 1919 erschienenen Arbeit[21]) nach einigen physiologischen Beobachtungen, auch über die Transpiration, in tropischen Regenwäldern Brasiliens die Ausbildung transpirationsfördernder Anpassungen auch bei solchen Schattenpflanzen abstreiten zu müssen glaubt. Das schließt natürlich nicht aus, daß besonders zart gebaute Gewächse aus dem allerfeuchtesten Waldesschatten, vor allem gewisse Farne, stärker transpirieren als etwa Mesophyten, wie es z. B. Shreve[22]) bei zwei typischen Schattenfarnen der Regenwälder Jamaikas, Asplenium alatum und Diplazium celtidifolium[23]), gefunden hat. Man wird sich also jetzt die Frage vorlegen müssen, ob die Grundlage, worauf sich die ökologische Hypothese von

den transpirationsfördernden Bauanpassungen aufbaut, überhaupt richtig ist, daß nämlich die „Stagnation des Transpirationsstromes“ für die Hygrophyten eine schwere Gefahr bildet. Abgesehen davon, daß manche, aber längst nicht alle [21]) Schattenpflanzen es verstehen, ihr durch Guttation zu begegnen, kann nach den Transpirationsmessungen der Physiologen von einer eigentlichen solchen Stagnation an den typischen Wohnplätzen der Hygrophyten keine Rede sein. Ob viel auf ein Mehr oder Weniger an Wasserverdunstung ankommt, darüber sind aber die Physiologen verschiedener Meinung. Es gibt solche, wie Mac Lean, Muenscher und Prát [24]), die diese Frage auf Grund von Versuchen verneinen. So bleibt vorläufig also auch fraglich, ob besondere Schutzmittel gegen ein zu Wenig an Wasserverdunstung überhaupt erforderlich wären.

*

Ich wende mich den Xerophyten, den Bewohnern der trockenen Standorte zu. So wollen wir Orte nennen, die es, entweder wegen der physikalischen Trockenheit des Substrates oder der Luft oder meist aus beiden Gründen selbst ihren genügsamsten Bewohnern in Zeiten ihrer aktiven Lebensbetätigung schwer machen, den zum Ablauf der Lebensvorgänge erforderlichen Wassergehalt ihres Körpers soweit aufrechtzuerhalten, daß sie nicht den Vertrocknungstod sterben, und zwar eben deshalb, weil der Wasserabgabe hier so sehr schwer die Wasseraufnahme nachkommen kann. Auf Gewächse, die auf so trockenen Standorten vorzugsweise beheimatet sind, wollen wir die Bezeichnung Xerophyten zunächst allein anwenden. Die Erfahrung lehrt denn auch, daß die Mesophyten oder gar Hygrophyten hier ganz ausgeschlossen sind; sie würden sehr bald durch Vertrocknung zugrunde gehen, weil sie ihren Wasserhaushalt eben nicht entsprechend zu regeln verstehen [25]). Die Xerophyten sind mit verschiedenartigen Vorrichtungen „zur Verzögerung der Transpiration“ ausgestattet, sagt z. B. Schimper [1]) (S. 4). Das sind nach ihm (S. 7): „Reduktion der Oberfläche bei gleichem Volum“ und, könnte man hinzufügen, überhaupt meist recht geringe Körpergröße, Reduktion der Interzellularen, Zunahme der Gefäße, außerdem verdickte Epidermisaußenwände

mit reichem Kutingehalt und dicker Kutikula, häufig Wachseinlagerungen in die Oberhaut und Wachsüberzüge, Einsenkung der Spaltöffnungen, Behaarung der Blätter mit toten Haaren, also „eine die Transpiration herabsetzende Ausbildung ihrer Oberhaut", endlich oft Wasser speicherndes Gewebe und ein großes Wurzelsystem. Solche Merkmale können je nach dem Grade der Xeromorphie einzeln für sich oder in mannigfacher Weise miteinander vereinigt bei einem Xerophyten vorkommen.

Eine genauere pflanzengeographische Analyse der Vegetation in sehr ausgesprochenen Trockengebieten der Erde zeigt freilich, daß offenbar recht verschiedenartig gestaltete Gewächse hier gedeihen können: Sehen wir ganz ab von den oft zarten und kleinen Annuellen, die nur in den Regenzeiten ein kurzfristiges Dasein führen, also überhaupt keine Xerophyten sind, so finden wir unter den ausdauernden Pflanzen, die die langen Trockenzeiten überstehen, einmal die saftreichen Sukkulenten mit großen Wasserspeichern für Zeiten des Wassermangels, ferner sehr zahlreiche saftarme Kräuter und kleine Sträucher; und unter diesen gibt es neben ausgesprochenen Xeromorphen solche, die gar nicht oder nur sehr wenig so aussehen und aus dem Boden herausgerissen auch sehr schnell welken. Darauf habe ich für die nördliche Sahara [26]) und später Maximow [27]) (S. 129) für russische Trockengebiete hingewiesen. Diese Tatsache drängt besonders zur physiologischen Ergründung der Frage, was die Xeromorphie für die Xerophyten leistet. Sie wird allerdings sehr dadurch erschwert, daß wir über die Trockenheit und die Absorptionswiderstände der Böden in den Trockengebieten so sehr wenig wissen. Die Beobachtungen von Spalding und Livingston in nordamerikanischen Halbwüsten und von mir in der nördlichen Sahara deuten darauf hin [28]), daß der Feuchtigkeitsgehalt der oberen Bodenschichten, worin die Xerophyten hauptsächlich ihre Wurzeln und zwar weit ausbreiten [29]), selbst in sehr extremen Trockengebieten von der Ökologie unterschätzt worden ist.

Von vornherein wird man annehmen dürfen, daß sich physiognomisch so verschiedene Gewächse auch in ihrem Wasserhaushalt weitgehend unterscheiden. Gehen wir von der Transpiration aus,

so muß man sich zunächst einmal von dem Vorurteil der ökologischen Morphologie freimachen, daß die Transpiration der Flächeneinheit bei Meso- und Hygrophyten unter allen Umständen größer sein müsse als bei den Xerophyten. Hat doch schon Stahl[30]) mit seinem hygroskopischen Kobaltchlorürpapier, das trocken blau, feucht rosa gefärbt ist, zeigen können, daß selbst so zarte Blätter wie die von Chelidonium majus und Tropaeolum majus nach Schluß ihrer Spaltöffnungen 3—4 Stunden lang sogar bei Besonnung dieses Papier auch nicht spurenweise rosa färbten. Da nun Iljin gefunden hat[31]), daß das Regulationsvermögen bei Meso- und Xerophyten ganz verschieden ist und zwar derart, daß die von ihm untersuchten Mesophyten am Sonnenstandort der Xerophyten ihre Spalten schließen, während die Xerophyten sie dort offen behalten können, so ist es nicht weiter wunderbar, daß zumal abgeschnittene Zweige (womit leider allein gearbeitet worden ist) selbst sehr xeromorpher Xerophyten bei guter Wasserversorgung in der Sonne nach Iljin, ja sogar im Schatten nach Maximow[32]) viel stärker pro Flächeneinheit transpirierten[33]) als die von Mesophyten, während nach Iljin[31]) in feuchter Luft und im Schatten gerade das Umgekehrte der Fall war. Da es sinnlos wäre, Unvergleichbares vergleichen zu wollen, so darf man selbstverständlich aus solchen Erfahrungen keine Rückschlüsse auf die Bedeutung der Xeromorphie machen wollen[34]). Ebensowenig Klarheit haben Versuche amerikanischer Forscher mit Kobaltchlorürpapier an eingewurzelten Gewächsen gebracht: bei manchen ausgesprochenen Xeromorphen war die Flächentranspiration größer, bei anderen ebenso groß, bei wieder anderen aber kleiner als bei Mesomorphen[35]). Nach meinen früheren Ausführungen läßt sich auch daraus für das Problem der Xeromorphie rein nichts schließen, zumal dem Einfluß der Umweltsfaktoren bei allen diesen Versuchen viel zu wenig Beachtung geschenkt worden ist. Nur bei sehr extrem xeromorphen Xerophyten, wie z. B. Kakteen und anderen Wüstensukkulenten, scheint die Flächentranspiration immer ganz besonders klein zu sein[36]).

Selbstverständlich setzt ein einigermaßen brauchbarer Vergleich der Transpiration von Meso- und Xerophyten voraus, daß die Ver-

schiedenheiten ihrer physiologischen Regulation möglichst ausgeschaltet werden, also wenn beide Typen ihre Spalten entweder geschlossen oder möglichst weit geöffnet haben. Nur Iljin[37]) berichtet über einige solche, leider recht unvollkommen durchgeführte Versuche: Bei geschlossenen und bei offenen Spalten verloren seine xeromorphen Pflanzen, bezogen auf die Flächeneinheit, das wenigste Wasser[38]). Das bedeutet aber bei der geringeren Größe und Oberflächenentwicklung erst recht eine geringere Gesamttranspiration dieser Xeromorphen. Es ist ja auch für die wichtigsten strukturellen Symptome der Xeromorphie: für die eingesenkten Spaltöffnungen von Renner[39]), für Wachsüberzüge und Behaarung durch verschiedene Forscher[40]) nachgewiesen worden, daß jedes von ihnen tatsächlich den Transpirationswiderstand der Oberhaut, zum mindesten unter gewissen Verhältnissen, vergrößern kann. Steigerte Iljin[16]) nun die Transpiration der Pflanzen mit offenen Spalten durch entsprechende Änderung der Außenbedingungen, so nahm die Wasserabgabe bei den Mesophyten zunächst auch viel schneller und stärker als bei den Xerophyten zu. Als Folge ihrer größeren Gesamttranspiration welkten die Mesophyten alsbald und schlossen zugleich ihre Spalten, was sofort sehr starken Abfall der Dampfabgabe zur Folge hatte; die Xerophyten behielten dagegen ihre Spalten viel länger offen, wodurch bei ihnen die für die Assimilation erforderliche Durchlüftung gesichert war[41]) und machten sie erst bei viel stärkerer Erschwerung der Wasserversorgung zu[42]).

Sollte es auch richtig sein, daß selbst xeromorphe Struktur der Oberhaut, wenigstens bei manchen Xerophyten, keinen bedeutenden Transpirationswiderstand zu bedeuten braucht, solange ihre zahlreichen Spalten geöffnet sind, so wird entscheidend für die Beurteilung der Xeromorphie doch erst die Untersuchung der Frage sein, wie solche xeromorphen Xerophyten bei sehr erschwerter Wasserversorgung transpirieren. Bezeichnend für die Xerophyten ist ja doch eben, daß sie an ihren Wohnplätzen lange Zeiten mit großen Schwierigkeiten der Wasserversorgung zu kämpfen haben. Liegt der Gedanke nicht auf der Hand, daß vor allem erst dann die Bedeutung der Xeromorphie zur Geltung zu kommen braucht? In

den ausgedehnten Trockenperioden, wo auch die Xerophyten lange stark welk sind, wie alle Wüsten- und Steppenökologen übereinstimmend berichten [43]), schließen auch die meisten Xerophyten gewiß ihre Spalten sehr weitgehend [44]) oder ganz und transpirieren alsdann außerordentlich wenig [45]). In diesem Zustande, also in Zeiten der Not, bildet aber die Xeromorphie einen sehr wertvollen, ja den entscheidenden Schutz gegen völlige Austrocknung. So hat übrigens schon Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie die eigentliche Bedeutung der Xeromorphie aufgefaßt [46]). Fehlende oder schwach ausgebildete Xeromorphie kann aber, zum mindesten bei vielen Xerophyten, wie ich gefunden habe [47]), aufgewogen werden durch die Ausbildung sehr hoher (potentieller) Saugkräfte. Ja, nach Hubers [48]) Meinung bildet sogar die Höhe der osmotischen Werte den Gipfel der xerophytischen Anpassung, weil sie die maximalen Saugkräfte bestimmt, die von den Pflanzen an den trockenen Boden angesetzt werden können, nicht die Xeromorphie; ich möchte aber lieber sagen: den Gipfel bildet sehr hoher osmotischer Wert zusammen mit Xeromorphie; denn mit beiden Eigenschaften ist doch ein Xerophyt allen Unbilden seiner Umwelt gegenüber am besten ausgerüstet. Dagegen wird man Huber ganz zustimmen können, wenn er weiter sagt: „Je unvollkommener eine Pflanze für die Wasseraufnahme aus trockenem Boden ausgerüstet ist, desto wichtiger werden für sie Wasserreserven und Transpirationseinschränkung. Den Höhepunkt dieser Entwicklungsrichtung haben die Sukkulenten erreicht, die bei Trockenheit [infolge ihrer sehr niedrigen Saugkräfte] auf jeden Versuch einer Wasseraufnahme verzichten, ja [infolge des Absterbens ihrer meisten Wurzeln in der trockenen Zeit] so gut wie jeden Kontakt mit dem Boden aufgeben, die also den größten Teil des Lebens in Unterbilanz verbringen, aber ihr reichliches Speicherwasser durch die ganz besonders kleine und wohlgeschützte Oberfläche so langsam verlieren, daß sie selbst über ein Jahr ohne Wasserzufuhr bleiben können, ohne einen ihr Leben gefährdenden Wasserverlust zu erleiden.“ Sie bilden einen besonderen Typus neben den saftarmen Xerophyten.

Aber nicht alle Xerophyten brauchen xeromorphen Bau oder unter allen Umständen besonders geringe Flächentranspiration (oder wohl auch Gesamttranspiration) zu besitzen, wie die ökologische Morphologie angenommen hat; ebensowenig sind viele Xerophyten, wie die Ökologie zu sagen pflegt, xerophil, also trockenheitliebende Gewächse, wenn für sie auch wohl allgemein physiologisch bezeichnend neben meist hohen osmotischen Werten die Befähigung gegenüber den Mesophyten ist, in stark gewelktem Zustande viel längere Zeit ohne Schädigung zu beharren[49]).

*

Wir fragen endlich weiter, was die Physiologie und die Pflanzengeographie zum angeblichen Xerophytismus der Bewohner physikalisch nasser, aber nach der Meinung der Ökologie physiologisch trockener Böden sagt. In dieser Hinsicht hat sich die Forschung in den letzten Jahren den Moor- und Heidepflanzen, sowie den Salz- und Solfatarengewächsen, dagegen bisher noch nicht hinreichend den Bewohnern kalter Böden zugewendet.

Für Heide und Moor, Meeresstrand und Solfataren hat die eingehendere pflanzengeographische Analyse zunächst einmal übereinstimmend nachgewiesen, daß ihre Vegetation nicht einheitlichen, sondern stark gemischten physiognomischen Charakter hat, d. h. daß sie aus Hygro-, Meso- und Xeromorphen zusammengesetzt ist, so daß schon hiermit die Hypothese des durchgehenden Xerophytismus dieser Gewächse hinfällig wird.

Für die Hochmoorpflanzen hat Montfort gezeigt: 1. durch eingehende pflanzengeographische Analyse und durch anatomische Untersuchungen ihrer Vegetation[50]), daß nur eine kleine Minderzahl typischer Hochmoorpflanzen (frühblühende Cyperaceen) xeromorph, die Mehrzahl dagegen hygromorph ist, und 2. durch physiologische Messungen[51]), daß verschiedene Hochmoorpflanzen niedriges Saugvermögen besitzen und daß dementsprechend in primären und sekundären Hochmooren das Wasser, dessen Beschaffenheit nach Schimper die physiologische Trockenheit bedingen sollte, der Wasseraufnahme keinerlei Schwierigkeiten bereitet. Aber auch den austrocknenden Mooren und Heiden braucht man nach Stocker[52]) keine physio-

logische Bodentrockenheit zuzuschreiben: selbst in trockenen Sommern wird der Boden, abgesehen von sehr sandreichen Torfböden, die vorübergehend wasserarm werden können, nicht so trocken, daß er seine Bewohner zur Einschränkung der Transpiration zwänge; auch das Klima der Heidegebiete ist feucht und regenreich. Xeromorphen Eindruck machen auf solchen Mooren und Heiden vor allem die immergrünen Ericaceen: Calluna, Erica, Empetrum und einige Vacciniumarten. Stocker stellte bei ihnen (an eingetopften Exemplaren) fest[53]), daß sie gleichwohl im Verhältnis zu ihrem ungewöhnlich kleinen Wurzelsystem normalerweise lebhaft transpirieren, viel stärker sogar als manche Meso- und Hygrophyten mit weit größeren Wurzelsystemen. Die Verkleinerung des erikoiden Blattes bedeutet auch nicht wie bei Xeromorphen eine Verkleinerung der Oberflächenentwicklung, da der geringen Blattgröße eine sehr bedeutende Vermehrung der Blattzahl gegenübersteht. Wenn wir auch die osmotischen Werte dieser Gewächse noch nicht genauer kennen, so werden wir doch schon jetzt Montfort, Stocker und anderen Forschern[50]) [51]) [53]) recht geben können, daß man die immergrünen Ericaceen an ihren normalen Heide- und Moorstandorten nicht als Xerophyten anzusprechen hat. Zum mindesten im Sommer sind sie vielmehr Mesophyten[53]). Das schließt natürlich nicht aus, daß ihre Baueigentümlichkeiten, soweit sie auch kritischem Blick xeromorph erscheinen, ihnen doch vorübergehend in gewissen Zeiten der Not (im Winter!) ebenso wie den xeromorphen Moorcyperaceen als Schutz gegen Austrocknung nützlich sind, wie es sowohl Montfort als auch Stocker annehmen[54]). Aber auch in diesem Falle wären diese Gewächse keine Xerophyten, sondern vielmehr Tropophyten: Bei immergrünen Tropophyten kann sich ja morphologischer Schutz gegen Austrocknung in der schlechten Jahreszeit eben nur in Xeromorphie ausdrücken[55]).

Physiologische Trockenheit hatte Schimper allgemein auch den salzhaltigen Böden, so z. B. am Meeresstrand, zugeschrieben; er hielt viele Halophyten für xeromorph. Stocker[56]) hat demgegenüber wahrscheinlich gemacht, daß zum mindesten die Salzpflanzen unserer Ost- und Nordseeküsten, und zwar auch die Sukku-

lenten unter ihnen (z. B. Salicornia herbacea), Meso- oder zum Teil gar Hygrophyten sind. Ihre Transpiration ist im Verhältnis zu ihrem „erstaunlich“ kleinen Wurzelsystem sehr lebhaft, und ihre osmotischen Werte sind nach Lundegårdh und Geßner[57]) nicht ungewöhnlich groß[58]). Entsprechend seien auch die Salzpflanzenstandorte unserer Heimat nicht physiologisch trocken. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen ist, wiederum im Gegensatz zu Schimper, von Faber auch für die Gewächse der salzreichen tropischen Solfataren gekommen[59]); ihre osmotischen Werte sind allerdings bis jetzt nicht bestimmt worden. Anders dürften aber die Salzpflanzen von vielen salzreichen Wohnplätzen in Trockengebieten der Erde zu beurteilen sein: sie entwickeln ungemein hohe osmotische Werte[60]) und ebenso die Gewächse der tropischen Strandsümpfe, die Mangroven: Sie sind zwar mesomorph, verfügen dafür aber ebenfalls über ganz ungewöhnlich hohe osmotische Werte[61]). Man wird also alle diese Pflanzen den Xerophyten anschließen müssen.

* * *

Blicken wir zurück, so zeigt sich also, daß gar vieles von den Anschauungen der ökologischen Morphologie durch neuere pflanzengeographische und physiologische Forschungen zu Fall gebracht worden ist. Gleichwohl hieße es das Kind mit dem Bade ausschütten, wenn man, wie es bereits geschehen ist[62]), aus alledem die Folgerung ziehen wollte, daß auch die Grundannahme der ökologischen Morphologie erschüttert sei, wonach das Wasser in allererster Linie die Physiognomie der grünen Pflanzenwelt auf der Erde bestimmt. Mindestens die bei vielen Xerophyten und Tropophyten ausgeprägte Xeromorphie läßt eine solche Deutung doch immer noch als durchaus richtig erscheinen, wenn auch zugegeben werden muß, daß wir von manchen Formationen mit mehr oder weniger ausgeprägter Xeromorphie, wie z. B. den Alpenpflanzen[63]) und den Hartlaubgewächsen (etwa der Mittelmeerländer)[64]), noch kein volles physiologisches Verständnis gewonnen haben. Die ökologische Morphologie hat also mit ihrer rein morphologischen Betrachtungsweise offenbar das Wesentliche intuitiv richtig erschaut, so viel

darf man jetzt schon sagen. In gleicher Weise haben ja auch die Grundanschauungen der ökologischen Blütenmorphologie durch die neuzeitliche Erforschung des Sinneslebens der blütenbesuchenden Insekten ihre volle Bestätigung gefunden[64] [65].

* * *

In Zeiten, wo in dem Bau eines Wissenschaftsgebietes vieles brüchig oder wankend geworden ist, ist es zweckmäßig, ja notwendig, auch einmal die fernere Tragfähigkeit seiner Fundamente zu prüfen. Sehen wir schließlich daraufhin die bisherige ökologische Morphologie an, so fällt ohne weiteres auf, daß sie wohl allzusehr von dem Banne der teleologischen Betrachtungsweise und der hiermit verbundenen Überschätzung aller Baumerkmale als nützlicher oder gar nötiger Anpassungen an die Umwelt sowie von dem Vorurteil beherrscht wurde, an einseitige Außenbedingungen müßten sich einförmige Anpassungen ausgebildet haben, während die belebte Welt uns doch immer wieder zeigt, daß meist mehrere oder gar viele Wege zum gleichen Ziele führen können[66]. Bei alledem haben Lamarckistische Vorstellungen von direkter Bewirkung und der Erblichkeit dadurch erworbener neuer Eigenschaften mitgespielt[67]. In dieser Hinsicht war die ökologische Morphologie natürlich ein Kind ihrer Zeit, d. h. der vor allem von Lamarck, aber zum Teil auch von Darwin vertretenen Anschauungen. Dank den, wie mir scheint, überzeugenden Ausführungen Nägelis[68], der ja merkwürdigerweise sonst Anhänger der Lehre von der direkten Bewirkung war, daß es neben den Anpassungsmerkmalen auch viele nutzlose „Organisations"merkmale gibt, stehen wir jetzt doch trotz der ganz zweifellos sehr weiten Verbreitung nützlicher Eigenschaften den Baueigentümlichkeiten der Lebewesen wieder vorurteilsfreier gegenüber, wenn auch z. B. die Drüsen mit innerer Sekretion im Tierkörper eindrucksvoll gezeigt haben, wie vorsichtig man bei der Bewertung der Baumerkmale auch nach der nutzlosen Seite hin sein muß. Da sich aber die Organismen Eigenschaften ohne Nützlichkeitscharakter leisten können — man darf sie vielleicht Luxusbildungen nennen —, so mögen Formen, z. B. auch Xerophyten,

aus historischen Gründen an Wohnplätze verschlagen worden sein, wo sie sich ohne besondere Anpassungen daran haben mit ihren morphologischen und physiologischen Eigenschaften halten können, etwa deshalb, weil ein scharfer Wettbewerb mit anderen besser ausgerüsteten Formen fehlte. Was wissen wir denn Sicheres für die meisten Wohnplätze der Erde, darunter selbst solche mit relativ dichter Besiedelung, über die Stärke des Kampfes ums Dasein — ein Lieblingsbegriff der Ökologie — zwischen ihren Bewohnern, zumal wenn es sich dabei um so unähnliche Formen, wie Bäume, Sträucher und Kräuter handelt? Es wird sich also bei allen ökologisch-morphologischen Spekulationen immer rächen müssen, wenn man historisch-pflanzengeographische Gesichtspunkte außer acht läßt, wie es die Ökologie bisher allzusehr getan hat. Unter Berücksichtigung solcher wird vielleicht noch mancherlei an Einzelheiten in der ökologischen Morphologie ein anderes Gesicht bekommen, als es gegenwärtig der Fall ist, wenn auch die ökologisch-morphologische Betrachtungsweise als solche keiner wissenschaftlichen Rechtfertigung mehr bedarf, sofern sie kritisch sowie unter ständiger physiologischer und pflanzengeographischer Kontrolle angewendet wird. Soviel dürfte die bisherige physiologische und pflanzengeographische Überprüfung der ökologischen Hypothesen doch bereits klar erkennen lassen, obwohl sie viele von diesen nicht zu bestätigen vermocht hat.

Anmerkungen.

[1]) Schimper, A. F. W., Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

[2]) Warming, E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 3. Aufl., übersetzt v. P. Graebner. Berlin 1918.

[3]) Vgl. z. B. Schimper, zit. in (1), S. 3.

[4]) Wie solche, die reich sind an Chlornatrium am Meeresstrand, an Alaun und anderen Salzen im Umkreis von Solfataren, an Humussäuren in Torfmooren oder endlich, die kalt sind (in Polargegenden, vgl. z. B. auch Kihlman, A. O., Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Helsingfors 1890, und im Hochgebirge nahe den Gletschern).

[5]) Vgl. auch Livingston, B. E., & Shreve, F., The distribution of vegetation in the United States, as related to climatic conditions. Public. Carnegie Institut. of Washington, No. 284, 1921, S. 572 ff., 583.

[6]) Schimper 1898, zit. in (1), S. 5.

[7]) Fithing, H., Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Jena 1922.

[8]) Renner, O., Zur Physik der Transpiration. I, II. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 29, 1911, S. 125 ff., Bd. 30, 1912, S. 572 ff.

[9]) Walter, H., Die Verdunstung von Wasser in bewegter Luft und ihre Abhängigkeit von der Größe der Oberfläche. Zschr. für Bot. Bd. 18, 1925, S. 1 ff.

[10]) Beispiele bei Huber, zit. in (17), S. 45.

[11]) So in der älteren Literatur z. B. Czech, C., Über die Funktionen der Stomata. Bot. Ztg. Bd. 27, 1869, S. 820 ff. Pfitzer, E., Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 7, S. 532 ff. (für Gräser). Tschirsch, A., Über einige Beziehungen des anatom. Baues d. Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea Bd. 43, 1880/82, S. 172. Volkens, G., Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort u. anatom. Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. kgl. bot. Garten Berlin Bd. 3, 1884, S. 15. Weiß, A., Weitere Untersuchungen über die

Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen usw. Sitzber. k. k. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 99, 1890. I. S. 307 ff. Altenkirch, G., Studien über die Verdunstungsschutzeinrichtungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. Bot. Jahrb. f. Systematik usw. Bd. 18, 1894, S. 374 ff. Auch Haberlandt, G., Physiolog. Pflanzenanatomie, 6. Aufl., Leipzig 1924, sagt nach S. 439, daß „im allgemeinen" mit wachsender Trockenheit des Standorts die Zahl der Stomata abnehme.

[12]) Zalensky, W. R., Materialien zur quantitativen Anatomie verschiedener Blätter einer und derselben Pflanze. Mitteilgn. polytechn. Institut. Kiew 1904, Bd. I (russisch).

[13]) Keller, Bor., Halophyten- und Xerophyten-Studien. Journ. of ecology Bd. 13, 1925, S. 250 ff.

[14]) Ältere Literatur vgl. bei Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen, II. Teil. Jena 1920, S. 60, ferner z. B. Lundegårdh, H., Zur Physiologie und Ökologie der Kohlensäureassimilation. Biolog. Zentralbl. Bd. 42, 1922, S. 344. Marie Dietrich, 1925, zit. (20), S. 187 u. die dort angeführte Lit. Rywosch, S., Über die Beziehungen zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und dem Bau des Blattes. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 43, 1925, S. 67.

Allerdings bleibt vorläufig fraglich, ob man die neueren Befunde verallgemeinern darf: Vielleicht gibt es auch Xerophyten mit besonders wenigen Stomata. Das scheint z. B. bei vielen Sukkulenten der Fall zu sein, vgl. dazu z. B. Delf, E. M., Transpiration in succulent plants. Annals of botany Bd. 26, 1912, S. 416, ferner Weiß, A., Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 4, 1865/66, S. 193 ff.

Mac Lean, zit. in (21), S. 38 u. 41. Spaltenzahl und -größe bei tropischen Schattenpflanzen sehr klein!

[15]) Muenscher, W. L. C., A study of the relation of transpiration to the size and number of stomata. Americ. journ. of botany Bd. 2, 1915, S. 487 ff.

[16]) Iljin, W. S., Die Probleme des vergleichend. Studiums der Pflanzentranspiration. Beihefte z. botan. Zentralbl. Bd. 32. I. 1915, S. 36 ff. Senn, G., Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Verhandl. schweiz. Naturforsch. Gesellsch. Bern 1922. II. S. 154 ff.; Huber 1924, zit. in (17), Dietrich 1925 zit. in (20).

[17]) Huber, Br., Die Beurteilung des Wasserhaushaltes d. Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 64, 1924, S. 1 ff.

[18]) Aber auch auf Unterschiede im Leitvermögen der Wasserleitungsbahnen in Wurzeln und Stengeln muß man sorgfältig achten; so wäre z. B. eine Xeromorphie selbst auf mesomorphem Standort nützlich und

möglich, wo ein Mißverhältnis zwischen Abgabe und Nachschub von Wasser infolge schwacher Ausbildung der Wasserleitungsbahnen bestehen sollte. — Vgl. dazu Zalenski, W. von, Über die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 20, 1902, S. 433 ff.: Xerophyte haben besonders viele Nerven, vgl. auch Keller 1925, zit. in (13). Cannon, W. A., On the water-conducting systems of some desert plants. Botan. Gazette Bd. 39, 1905, S. 397 ff. Mac Lean, 1919, S. 42 ff., zit. in (21): In Sonnenblättern ist die Xylemleitfläche größer als in Schattenblättern. Huber 1924, zit. in (17), S. 91 ff.

[19]) Stocker, O., Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zschr. f. Bot. Bd. 15, 1923, S. 1 ff. Ähnliche Beobachtungen, allerdings nur mit abgeschnittenen und in Wasser gestellten Stengeln (was nach vielfachen Erfahrungen nicht unbedenklich ist), liegen auch von Maximow, N. A., Physiolog.-ökolog. Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62, 1923, S. 131 und von Keller, B., 1925 (zit. in 13), S. 252 vor.

[20]) Dietrich, Marie, Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 65, 1925, S. 98 ff., zugleich Inaug.-Diss. Bonn.

[21]) Mac Lean, R. C., Studies in the ecology of tropical rain forest Journ. of ecology Bd. 7, 1919, S. 5 ff. Dieser Forscher hat bei der typischen Schattenpflanze Anthurium sp. sehr geringe Flächentranspiration im Schatten (S. 26) gemessen. Bei der Schattenpflanze Calathea longifolia ist die kutikuläre Transpir. sehr gering (S. 34). Mac Lean fand bemerkenswerterweise bei den brasilianischen Urwaldhygrophyten keine Guttation als Ersatz für die Transpiration.

[22]) Shreve, F., A montane rain forest. Publicat. Carnegie institut. of Washington No. 199. 1914, S. 76, 104, 105, 108.

[23]) Und in noch ausgesprochenerem Maße bei tropischen Hymenophyllaceen.

[24]) Muenscher, W. C., The effect of transpiration on the absorption of salts by plants. American. journ. of botany Bd. 9, 1922, S. 311 ff. Prát, S., Die Elektrolytaufnahme durch die Pflanze, I. Biochem. Zschr. Bd. 136, 1923, S. 366 ff. Mac Lean (zit. in 21), S. 49 ff.

[25]) Vgl. dazu Shreve, Edith, B., Seasonal changes in the water relations of desert plants. Ecology Bd. 4, 1923, S. 267.

[26]) Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zschr. f. Bot. Bd. 3, 1911 S. 210, 216 ff.

[27]) Maximow 1923 (zit. in 19), S. 129, Bestätigung meiner Angaben sogar mit ähnlichen Worten wie ich, vgl. auch Holtermann, C.,

Anatom.-physiolog. Untersuchungen in den Tropen. Sitzb. preuß. Akad. Wiss. Bd. 30, 1902, S. 3 ff. Derselbe, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907, S. 107 ff. Keller, Bor., Die Vegetation auf den Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten Zschr. f. Bot. Bd. 18, 1925, S. 131 ff.

[28]) Spalding, V. M., Biological relations of certain desert shrubs. Bot. Gazette Bd. 38, 1904, S. 129 ff. Livingston, B. E., The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. Publ. Carnegie institut. of Washington No. 50, 1906. Derselbe, Relation of soil moisture to desert vegetation. Bot. Gazette Bd. 50, 1910, S. 241 ff., Fitting, 1911, zit. in (26).

[29]) Literatur siehe bei Fitting, 1911, zit. in (26), S. 36, Anm. 44.

[30]) Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Ztg. Bd. 52, 1894, S. 120. Sehr schönes Beispiel auch bei Senn, 1922, zit. in (16), S. 6 ff.: Alchemilla vulgaris coriacea transpiriert unter gewissen Bedingungen ebenso schwach wie die sukkulenten Rosettenpflanzen Sempervivum tectorum und Saxifraga Aizoon. Vgl. auch Osterhout, W. J. V., Endurance of extreme conditions and its relation to the theory of adaptation. Americ. journ. of botany Bd. 5, 1918, S. 507 ff. und Maximow, N. A., Wilting of plants in its connection with drougth resistance: Journ. of ecology Bd. 12, 1924, S. 106 ff.

[31]) Iljin 1915, zit. in (16).

[32]) Maximow, 1923, zit. in (19). Angaben über die Luftfeuchtigkeiten während der Versuche fehlen leider.

[33]) Ebenso nach Keller 1925, zit. in (13), S. 252 abgeschnittene und in Wasser gestellte Zweige von Steppen- gegenüber Schattenpflanzen einerseits in Sonne, andererseits in diffusem Lichte. Das gilt nach Aubert, E., Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses. Ann. scienc. natur. Botanique 7. sér., Bd. 16, 1892, S. 81, auch für Blattsukkulenten mit dünner Kutikula, wie Crassulaceen und Mesembryanthemum gegenüber nicht sukkulenten Mesophyten; leider hat auch dieser Forscher nur abgeschnittene Zweige in Wasser und noch dazu nur von Kulturexemplaren untersucht. Auch Huber, 1924, zit. in (17), S. 50 ff., fand mit der Kobaltchlorürmethode die Transpiration bei den xerophilen Felsenflora größer als im Buchenwald bei mesophiler.

[34]) Wie es z. B. Maximow, 1923, zit. in (19), S. 131 ff. getan hat.

[35]) Vgl. z. B. Bakke, A. L., Studies on the transpiring power of plants as indicated by the method of standardized hygrometric paper. Journ. of ecology Bd. 2, 1914, S. 1 ff. Es wurde das Verhältnis der Flächentranspiration T zur Evaporation E eines physikalischen Ver-

dunstungskörpers, also $\frac{T}{E}$, und zwar an kräftigen Pflanzen (ob unter gleichen Bedingungen?) „under irrigated conditions“ (in Sonne oder Schatten?) der Wüstenstation Tucson-Arizona (N.-Amerika) mittels der Kobaltchlorürpapiermethode, deren Eindeutigkeit übrigens bestreitbar ist, bestimmt. Es zeigte sich dabei, daß $\frac{T}{E}$ nicht entsprechend dem Grade der anatomischen Xeromorphie abnimmt. $\frac{T}{E}$ war z. B. bei dem stark xeromorphen Oleander 0,17 und Olea europaea 0,22 und annähernd ebenso groß bei Mesophyten: Canna indica (0,12), Pelargonium zonale (0,18), Chrysanthemum indicum (0,16), Ficus carica 0,2. $\frac{T}{E}$ war dagegen bei anderen Xerophyten, wie Phoenix dactylifera (0,46), Punica granatum (0,34), Pittosporum tobiva (0,3) ähnlich wie bei Viola odorata (0,37). Ganz entsprechende Unstimmigkeiten zwischen Xeromorphie und relativer Transpiration $\left(\text{d. h. } \frac{T}{E}\right)$ fand Pool, R. J., Xerophytism and comparative leaf anatomy in relation to transpiring power. Bot. Gazette Bd. 76, 1923, S. 221 ff. in den Rocky Mountains, allerdings auch unter sehr ungleichen Außenbedingungen gemessen (vgl. S. 226). Bei ganz extrem xeromorphen Gewächsen scheint allerdings $\frac{T}{E}$ besonders klein zu sein. Siehe ferner Shreve, F., 1914, zit. in (22), der die relative Transpiration von Wüstenpflanzen mit Hygrophyten in Jamaika vergleicht, und Livingston, B. E., The resistance offered by leaves to transpirational water loss. Plant world Bd. 16, 1913, S. 34. — Die Angaben von Livingston, 1906, zit. in (28) für eingetopfte Pflanzen, daß die Flächentranspiration von Xerophyten etwas kleiner ist als die von Semimesophyten der Regenzeit, ist also später nicht allgemein bestätigt worden. Wie weit bei den untersuchten xeromorphen Gewächsen die Spaltenzahl der xeromorphen Struktur entgegenarbeitet, wurde übrigens gar nicht untersucht. — Vgl. ferner für die xerophytischere Form von Tilia americana gegenüber der mesophytischeren Cribbs, I. E., Ecology of Tilia americana. Botan. Gazette Bd. 68, 1919, S. 280 ff. und Bd. 71, 1921, S. 307 ff.

[36]) Sehr geringe Transpiration bei Wüstensukkulenten: vgl. Lit. bei Burgerstein, zit. in (40), 1904, S. 44 ff.; 1920, S. 124 ff., S. 214; vor allem bei gewissen Wüstensukkulenten, zumal wenn sie verstopfte Spaltöffnungen haben, siehe dafür auch Burgerstein, zit. in (40), 1904, S. 40 ff., S. 212; 1920, S. 193.

[37]) Iljin, 1915, zit. in (16). Dieser Forscher arbeitete mit abgeschnittenen Stengeln und nahm als Maß der Transpiration ausschließlich das im Potometer nachgesaugte Wasser, was erfahrungsgemäß höchst bedenklich ist. Seine Ergebnisse bedürfen also dringend der Nachprüfung, zumal auch die Versuchsbedingungen nicht hinreichend variiert worden sind.

[38]) Vgl. dazu auch Maximow, 1923, zit. in (19), S. 131 ff., Aubert, 1892, zit. in (33), S. 80 ff. Delf, E. M., Transpiration in succulent plants. Ann. of Botany Bd. 26, 1912, S. 439.

[39]) Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration, Flora Bd. 100, 1910, S. 451 ff.

[40]) Literatur, vgl. Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen I, 1904, S. 206 ff., II, 1920, S. 191, ferner Haberlandt 1924, zit. in (11), S. 101 ff., S. 117 ff., weiter z. B. Wiegand, K., The relation of hairy and cutinised coverings to transpiration. Botan. Gazette Bd. 49, 1910, S. 430 ff. Baumert, K., Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Beiträge z. Biologie der Pflanzen Bd. 9, 1909, S. 83 ff. Loftfield, I. V. G., The behaviour of stomata. Publ. of the Carnegie institut. Washington No. 314, S. 73 ff. Cunze, R., Untersuchungen über die ökologische Bedeutung des Wachses im Wasserhaushalt der Pflanzen. Beihefte bot. Zentralbl. Bd. 42, I, 1925, S. 160 ff.

[41]) Vgl. dazu auch Iljin, V. S., Relation of transpiration to assimilation in steppe plants. Journ. of ecology Bd. 4, 1916, S. 73 und Huber, Br., Weitere Beobachtungen über verschiedene Dürreresistenz bei Licht- und Schattenpflanzen. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 43, 1925, S. 551 ff.

[42]) Der Unterschied, der sich in dieser regulatorischen Beziehung zwischen Meso- und Xerophyten offenbart, scheint z. T. durch ein auffällig verschiedenes Verhalten beider Typen gegen Wasserverlust hervorgerufen oder doch wenigstens begünstigt zu werden: Während eine so typische Schattenpflanze wie Impatiens parviflora schon bei geringstem Wasserverlust welkt, weil ihre Zellmembranen nur eine sehr geringe Elastizität besitzen, erfolgt Welken an ausgesprochenen Sonnenpflanzen infolge ihrer viel größeren Membranelastizität erst bei starkem Wasserverlust. (Krasnosselsky-Maximow, T. A., Untersuchungen über Elastizität der Zellmembran. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 43, 1925, S. 527ff. u. Maximow, N. A. und Krasnosselsky-Maximow, T. A., Wilting of plants in its connection with drougth resistance. Journ. of ecology Bd. 12, 1924, S. 95 ff.). Und ähnliches scheint auch für die Xerophyten gegenüber den Mesophyten zu gelten (vgl. dazu auch Knight, R. C.,

Further observations on the transpiration, stomata, leaf water-content, and wilting of plants. Annals of Botany Bd. 36, 1922, S. 382).

[43]) Vgl. Fitting, 1911, zit. in (26), Maximow, 1923, zit. in (19), Iljin, W. S., Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen. Flora Bd. 116, 1923, S. 360 ff. Derselbe, Über den Einfluß des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 61, 1922, S. 676.

[44]) Vgl. dazu z. B. Burgerstein, 1904, zit. in (40), S. 36 ff. Keller, 1925, zit. in (13), S. 253 behauptet allerdings für die „Steppen"-Pflanze Asperula glauca, daß die Spalten selbst bei starkem Welken offen blieben; ebenso soll es nach Mac Dougal, D. T., Long, E. R. u. Brown, J. G., End results of desiccation and respiration in succulent plants. Physiol. researches Bd. 1, 1913/16, S. 319 bei einem Echinocactus sein, der 6 Jahre lang ohne Wasserzufuhr trocken gestanden hatte! Nach Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887, S. 47 ff. scheinen Wüstengewächse in der Trockenzeit ihre Spalten geschlossen zu halten. Die Frage bedarf also offenbar für die Xerophyten erneuter eingehender Untersuchung.

[45]) Literatur bei Burgerstein, 1904, zit. in (40), S. 45, ferner Huber, 1924, zit. in (17).

[46]) Pfeffer, W., Handbuch der Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig Bd. I, 1897, S. 218 u. 219.

[47]) Fitting, 1911, zit. in (26), vgl. auch Iljin, 1915, zit. in (16), Maximow, N., u. Lominadze, T., Contributions à l'étude de la pression osmotique chez les plantes. Journ. soc. bot. de Russie Bd. 1, 1916, S. 116.

[48]) Huber, 1924, zit. in (17), S. 110 ff.

[49]) So schon Fitting, 1911, zit. in (26), S. 258 (vgl. auch Fitting 1922, zit. in (7), S. 38, Anm. 47, ferner Kamerling, Z., Welche Pflanzen sollen wir „Xerophyten" nennen? Flora Bd. 106, 1914, S. 433 ff. Maximow, 1923, zit. in (19); Maximow, N. A., u. Krasnosselsky-Maximow, T. A., 1924, zit. in (42).

[50]) Montfort, C., Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der physiolog. Trockenheit der Hochmoore. Zschr. f. Bot. Bd. 10, 1818, S. 257 ff. (zugleich Inaug.-Diss., Bonn 1918), vgl. auch Boysen-Jensen, P., Studies on transpiration in High-moor plants. Botan. tidsskrift Bd. 36, 1917, S. 144 ff. und Bergmann, H. F., The relation of aeration to the growth and activity of roots etc. Annals of Botany Bd. 34, 1920, S. 13 ff.

[51]) Montfort, C., Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser etc. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 60, 1921, S. 184 ff. Derselbe, Die Wasser-

bilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zschr. für Bot. Bd. 14, 1922, S. 98ff. Vgl. auch Thatcher, K. M., The effect of peat on the transpiration and growth of certain plants. Journ. of ecology Bd. 9, 1921, S. 39ff.

[52]) Stocker, O., Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zschr. f. Bot. Bd. 15, 1923, S. 1ff.

[53]) Vgl. dazu auch Gates, F. C., Winter as a factor in the xerophily of certain evergreen ericads. Botan. Gazette Bd. 57, 1914, S. 449. Stocker, O., Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 41, 1923, S. 145ff.

[54]) Vgl. außer (50) und (52) auch Kihlmann, 1890, zit. in (4), S. 110, und Gates, 1914, zit. in (53).

[55]) Siehe auch Warming, 1918, zit. in (2), S. 198.

[56]) Stocker, O., Beiträge zum Halophytenproblem. Zschr. f. Bot. Bd. 16, 1924, S. 289ff. Derselbe, II. Ebenda Bd. 17, 1925, S. 1ff. Derselbe, Ökologisch-pflanzengeographische Untersuchungen an Heide-, Moor- und Salzpflanzen. Naturwissenschaften Bd. 12, 1924, S. 637ff. Vgl. dazu auch Chermezon, H., Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. scienc. nat. Botanique, 9. sér., Bd. 12, 1910, S. 305ff. Holtermann, 1907, zit. in (27), S. 63; Ruhland, W., Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 55, 1915, S. 480ff. Montfort, 1922, zit. in (51).

[57]) Lundegårdh, H., Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands vädero. Botan. Notiser, 1918/19. Gessner, A., Der osmotische Wert der Dünen- und Strandpflanzen der Nordsee bei verschiedener Substratkonzentration. Inaug.-Diss. Freiburg i. Breisg., 1920 (in Maschinenschrift).

[58]) Wenn ihre osmotischen Werte auch stark regulationsfähig sein dürften; vgl. Lundegårdh, 1918/19, zit. in (57), und Gessner, 1920, zit. in (57). Nach Keller, 1925, zit. in (13), kann bei Salicornia herbacea der osmotische Wert bei Kulturen in Salzwasser sehr hoch anschwellen.

[59]) Faber, Fr. C. von, Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfataren-Pflanzen. Flora Bd. 118/119, 1925, S. 89ff.; vgl. auch Holtermann, 1907, zit. in (27), S. 75ff.

[60]) Vgl. (58). Nach Keller, 1925, zit. in (27), S. 130ff., haben die Halophyten der russischen Halbwüsten und Wüsten sehr hohe osmotische Werte.

[61]) Faber, Fr. C. von, Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 31, 1913, S. 277ff.;

Derselbe, Zur Physiologie der Mangroven. Ebenda Bd. 41, 1923, S. 227ff. Betr. Mesomorphie der Mangroven vgl. auch Holtermann, 1907, zit. in (27), S. 62.

[62]) In der Xeromorphie vieler Pflanzen nichts anderes sehen zu wollen als eine Erhöhung der mechanischen Festigkeit gegen Knickungen beim Welken, geht doch wohl kaum an (so Stålfelt, M. G., Untersuchungen zur Ökologie der Kohlensäureassimilation der Nadelhölzer. Meddelanden från stat. skogsförsöksanstalt. Häfte 21, No. 5, 1924, S. 256).

[63]) Vgl. dazu bei Huber, zit. in (17), S. 62ff.; vgl. auch Senn, 1922, zit. in (16).

[64]) Vgl. z. B. Gradmann, H., Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62. 1923, S. 449ff.

[65]) Vor allem seitens der Zoologen K. von Frisch und Kühn, sowie des Botanikers Knoll.

[66]) Vgl. dagegen aber z. B. Warming, 1918, zit. in (2), S. 6.

[67]) So sagt z. B. Schimper, 1898, zit. in (1) S. III: „Jeder Wechsel in der Umgebung zieht alsbald einen solchen in der Organisation nach sich. Sind die neu eintretenden Eigenschaften nützlich, so werden sie in den Nachkommen gezüchtet und vervollkommnet, und stellen dann die sogenannten Anpassungen dar, in welchen die auf die Pflanzen wirkenden äußeren Faktoren zum Ausdruck kommen". Vgl. ferner ebenda S. 10; auch Warming, 1918, zit. in (2), S. 941ff.

[68]) Nägeli, C. von, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884; vgl. z. B. auch Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2. Aufl. Jena 1924.

Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt

Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers. Von Dr. **Hugo Miehe,** Professor an der landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin. VI, 92 S. gr. 8° 1926 Rmk 4.—

Der Verfasser hat den Versuch unternommen, einige allgemeine Fragen, die das Zellgefüge, die Regeneration, die Entwicklung und das Wachstum der Pflanzen betreffen, von einem Standpunkte aus zu erörtern, der bisher unverdientermaßen von den Botanikern vernachlässigt wurde, nämlich von einem deterministischen aus. In absichtlicher Beschränkung und Kürze werden nur einige wesentliche Fäden des ungemein verwickelten Flechtwerks verfolgt, um zunächst grundsätzliche Gedanken dem Urteil der Oeffentlichkeit auszusetzen.

Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle. Von Dr. **Arthur Meyer,** o. ö. Professor der Botanik an der Universität Marburg. Zwei Teile.

Teil I: **Allgemeine Morphologie der Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma.** Mit 205 Abbild. im Text. XX, 629 S. gr. 8° 1920 Rmk 14.—

Teil II: Lfg. 1: **Die Bewegung des normalen Zytoplasmas. Die Metabolie des Zytoplasmas. Die alloplasmatischen Gebilde und die Muskelzelle.** Mit 69 Abbild. im Text. S. 631—792 1921 Rmk 3.50

Lfg. 2: **Die Chromatophoren (Plastiden).** Mit 14 Abbild. im Text. X und S. 793—846 [Schluß] 1926 Rmk 3.—

Geographie der Moose. Von Dr. **Th. Herzog,** Professor der Botanik an der Universität Jena. Mit 151 Abbild. im Text und 8 Lichtdrucktafeln. XI, 440 S. gr. 8° 1926 Rmk 27.—, geb. 29.—

Inhalt: I. Allgemeiner Teil. 1. Autökologie. 2. Synökologie. 3. Klimatische Faktoren. 4. Substrat. — II. Die Verbreitung der Moosfamilien und ausgewählter Verwandtschaftskreise. — III. Floristische Moosgeographie. a) Allgemeines: Disjunktionen; Endemismus. b) Die Florenreiche. 1. Holarktisches Florenreich. 2. Neotropisches Florenreich. 3. Paläotropisches Florenreich. — Literaturverzeichnis (19 S.). Geographisches Register. Botanisches Namenregister.

Eine Zusammenfassung aller Einzelbeobachtungen unter dem Gesichtspunkt einer allgemeineren Darstellung der Moosverbreitung fehlte bisher vollkommen.

Bei der Bearbeitung des vorliegenden Stoffes bestand zuerst die Absicht, nur die Laubmoose zu berücksichtigen. Aber in der Erkenntnis, daß dies zu einer ganz unglücklichen Zerreißung einer Pflanzengruppe gleicher Lebensformen geführt hätte, entschloß sich der Verfasser, die Darstellung auch auf die Lebermoose auszudehnen. Herzog hat sich nicht mit einer Literaturarbeit begnügt, sondern war bestrebt, das ganze Gebiet durch eigenes Studium von Sammlungen aus allen Teilen der Erde und in der freien Natur kennenzulernen. Ausgedehnte Reisen durch Mitteleuropa mit Alpen und Südkarpathen, die Mittelmeerländer, Sardinien, Korsika und Mazedonien, ferner Ceylon, Argentinien, Bolivia, Südchile und Ostbrasilien, die dabei durch eigene Anschauung gewonnenen Erfahrungen und die spätere Bearbeitung zahlreicher exotischer Sammlungen haben unzweifelhaft wesentlich zur Abrundung des Stoffes beigetragen.

Pflanzenbiologie in Japan, auf Grund eigener Beobachtungen. Von Dr. **Hans Molisch,** o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der Universität Wien. Mit 84 Abbild. im Text. X, 287 S. gr. 8° 1926 Rmk 14.—, geb. 16.—

Inhalt: I. Mikrobiologie. 1. Lichtentwicklung. 2. Die Eisenorganismen in Japan. 3. Ueber Kalkbakterien und andere kalkfällende Pilze. 4. Die Lebewelt in den heißen Quellen Japans. 5. Massenvegetation von eßbaren Mikroorganismen. 6. Ueber die Symbiose der beiden Lebermoose Blasia pusilla L. und Clavicularia densa St. mit Nostoc. 7. Pseudoplasmodium aurantiacum, eine neue Acrasiee aus Japan. 8. Ueber das Vorkommen einer farblosen Diatomee in Japan. 9. Ueber ein sehr empfindliches biologisches Reagens für Sauerstoff. 10. Wasserblüten und Plankton. — II. Makrobiologie. 1. Epiphyten. 2. Parasiten. 3. Lianen. 4. Ueber das angebliche und wirkliche Vorkommen von Vogelblumen in Japan. 5. Der Vorläuferstamm. 6. Ueber das Vorherrschen ombrophiler Pflanzen im japanischen Walde. 7. Ueber die Kultur des Shiitake- oder Pasaniapilzes in Japan. 8. Zur Biologie der Blüte. 9. Baumphysiologie. 10. Verschiedenes. 11. Mikrochemisches. 12. Ueber Kohlensäure-Assimilation toter Blätter. 13. Ueber die Solfataraflora Japans nebst Bemerkungen über die Strandflora. 14. Ueber den Kosmopolitismus der Pflanzen. — Sachverzeichnis. Autorenverzeichnis.

Die Geschichte der Biologie

Ein Ueberblick

Von

Erik Nordenskiöld
Stockholm

Deutsch von Guido Schneider

VIII, 648 S. gr. 8° 1926 Rmk 25.—, geb. 27.—

Inhalt: **I. Die Biologie im klassischen Altertum und im Mittelalter.** Die Entwicklung der Biologie bei den Naturvölkern und den orientalischen Kulturnationen. / Die älteste griechische Naturphilosophie. / Die ältere Periode der griechischen Heilkunst und ihre Bedeutung für die Entwicklung der Biologie. / Ende der naturphilosophischen Spekulationen. Vorläufer von Aristoteles. / Aristoteles. / Naturphilosophische Systeme in der Zeit nach Aristoteles. / Biologische Spezialforschung nach Aristoteles. / Der Untergang der Wissenschaft in der Spätantike. / Biologische Wissenschaft bei den Arabern. / Die biologische Wissenschaft im christlichen Mittelalter. — **II. Die Biologie während der Renaissancezeit.** Das Ende der mittelalterlichen Wissenschaft. / Neue Weltanschauungen und eine neue wissenschaftliche Methode. / Beschreibende biologische Forschung zur Renaissancezeit. (Zoographen, Anatomen.) / Entdeckung des Blutkreislaufes. (Harveys Vorgänger. Harvey.) — **III. Die Biologie im 17. und 18. Jahrhundert.** Die Entstehung der modernen Naturauffassung im 17. und 18. Jahrhundert. / Die mechanischen Natursysteme. / Mystisch-naturwissenschaftliche Spekulationen. / Die biologische Forschung im 17. Jahrhundert. (Harveys Nachfolger. Versuche mechanischer Erklärungen der Lebenserscheinungen. Mikroskopie und Mikrotechnik.) / Biologische Spekulationen und Streitfragen am Anfang des 18. Jahrhunderts. / Die Entwicklung der Systematik vor Linné. / Linné und seine Schüler. / Buffon. / Die Erforschung der Wirbellosen im 18. Jahrhundert. / Experimentelle und spekulative Biologie im 18. Jahrhundert. / Beschreibende und vergleichende Anatomie im 18. Jahrhundert. / Die Entstehung der modernen Chemie und ihr Einfluß auf die Entwicklung der Biologie. / Kritische Philosophie und romantische Naturanschauung. (Kant und seine nächsten Nachfolger. Goethe.) / Naturphilosophische Biologie. (Deutschland und Skandinavien. England und Frankreich.) — **IV. Die Biologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts.** Von der Naturphilosophie zur modernen Biologie. (Vorläufer der vergleichenden Anatomie. Humboldt. Lamarck.) / Cuvier. / Bichat und seine Gewebelehre. / Cuviers jüngere Zeitgenossen. / Fortschritte der Embryologie. / Die Entwicklung der Experimentalforschung und ihre Anwendung auf die vergleichende Biologie. / Mikroskopie und Zytologie. / Die weitere Entwicklung der Biologie bis zum Auftreten des Darwinismus. (Experimentelle Forschungen. Morphologie und Systematik. Mikrobiologie. Botanik.) / Positivistische und materialistische Naturphilosophie. — **V. Von Darwin bis zu unserer Zeit.** Die Vorbedingungen des Darwinismus. (Die moderne Geologie. Ideale Vorbedingungen des Darwinismus.) / Darwin. / Für und gegen Darwin. / Die Abstammungslehre auf morphologischer Grundlage. Gegenbaur und seine Schule. / Haeckel und der Monismus. / Morphologische Einzelforschung unter dem Einfluß des Darwinismus. (Anatomie und Embryologie. Zytologie. Mikrobiologie. Pflanzenmorphologie. Geographische Biologie.) / Neudarwinismus und Neulamarckismus. — Experimentelle Biologie. (Experimentelle Morphologie und Vererbungsforschung, Biochemie, Tierpsychologie.) / Theoretische Spekulationen in unserer Zeit. (Mechanismus und Vitalismus. Der Artbegriff und einige damit zusammenhängende Fragen.) / Quellen und Literatur. — Namenregister.

Dieses Werk ist hervorgegangen aus einem an der Universität zu Helsingfors in den Jahren 1916—1917 gehaltenen Vorlesungskursus. Es soll einen Ueberblick über die Entwicklung der biologischen Wissenschaft im Laufe der Zeiten und im Zusammenhang mit der allgemeinen Entwicklung der menschlichen Kultur geben.

Der Verfasser hat sich nach Möglichkeit in seiner Darstellung an die theoretischen Grundsätze und allgemeinen Richtlinien gehalten, die in der Forschung hervortreten, da sie, obwohl kulturhistorisch von sehr wesentlicher Bedeutung, dennoch nicht oft übersichtlich zusammengestellt worden sind. Nach diesem Prinzip ist auch für jede Richtung eine Anzahl typischer Vertreter unter den Denkern und Forschern ausgewählt und geschildert worden. Die Auswahl der zu schildernden Persönlichkeiten geschah auf Grund einer Prüfung, die natürlich einen gewissermaßen subjektiven Charakter haben muß. Im Hinblick auf die allgemeine Kulturentwicklung war es ferner geboten, Vertreter der wissenschaftlichen Entwicklung verschiedener Länder zu berücksichtigen, um ein möglichst allseitiges Bild vom heutigen Stand der Naturwissenschaften und von den Beiträgen der verschiedenen Nationen zu gewinnen.

16/7/48 EH

474345

Fitting, Hans
Die ökologische Morphologie der Pflanzen..

Bo
F

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
LOWE-MARTIN CO. LIMITED